

Die Mundwerkzeuge des Wurmlöwen *Vermileo vermileo* L. und ihre Funktion

(Diptera, Vermileonidae)

Peter LUDWIG, Ulrich SMOLA und Roland R. MELZER

Abstract

A SEM investigation of the worm lion's mouthparts and their position during feeding has been done using both conventional fixation and shock-freezing with liquid nitrogen. The sawlike mandibles function as penetration organs, while the maxillae represent an abutment on the outer side of the prey's body wall. The mandibles are channeled on the inner side and allow to inject saliva and to suck out the digested prey. The mouthparts are equipped with mechanoreceptors that appear to provide information on the relative position of the prey. In addition, an account of some new observations on feeding behaviour is given.

Einleitung

Die Wurmlöwen sind Larven der orthorhaphen Fliegen (Diptera; Brachycera). Ihre systematische Stellung ist nicht ganz gesichert (TESKEY 1981). Während sie von früheren Autoren zu den Rhagioniden gestellt wurden, wertet man sie heute meist als eigene Familie und stellt sie in die Nähe der Asiliformia oder gar an die Basis der Brachycera (STUCKENBERG 1960, 1973).

Die Vermileoniden umfassen 3 Gattungen mit insgesamt 30 Arten, die über die ganze Welt verteilt sind. Im Mittelmeerraum finden sich Vertreter der Gattungen *Vermileo* und *Lampromyia*.

In ihrer Ökologie sind die Vermileonidenlarven den Ameisenlöwen (Myrmeleonidae, Planipennia) sehr ähnlich (WHEELER 1930, HEMMINGSEN 1968): An geschützten, sandigen Stellen unter Felsüberhängen werden bis zu 3 cm tiefe Trichter angelegt, nach unseren Beobachtungen immer in der Nähe von Ameisenbauten. Am Grund ihres Trichters wartet die Larve in Lauerposition, bis ein Beutetier in den Trichter fällt. Es wird mit dem Vorderkörper umschlungen und die Mandibeln an einer günstigen Stelle in den Körper gestoßen (Abb. 1A). Häufig zieht die Larve ihr Opfer unter den Sand. Ist es nach einiger Zeit bewegungslos, beginnt der Wurmlöwe die Körperoberfläche abzutasten und an günstigen Stellen mit Hilfe der Mandibeln auszusaugen. Die ausgesaugte Beute wird dann aus dem Trichter geschleudert.

Die Larve besitzt einen schlanken, langgestreckten Körper aus 11 Segmenten, der sich nach vorne hin verjüngt. Die Kopfkapsel ist größtenteils in das erste Segment eingezogen (Hemicephalie), kann aber bei Bedarf vorgestülpt werden. Am posterioren Ende besitzt die Larve am 10. Körpersegment dorsal eine Reihe kammartig angeordneter Haare. Das 11. Segment läuft in 4 Loben aus, die mit Sinneshaaren besetzt sind. Diese beiden Strukturen dienen vermutlich der Verankerung der Larve im Sand. Am vierten Segment findet sich ventral ein mit Haaren besetztes Pseudopodium. Die Anordnung dieser Haare ist arttypisch und kann als Bestimmungshilfe herangezogen werden. Eine ausführliche Beschreibung der Morphologie der Larve findet sich in WHEELER (1930) und HEMMINGSEN (1968).

Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, den Bau der Mundwerkzeuge und ihre Funktion während des Beutefangs und bei der Nahrungsaufnahme genauer zu studieren. Dazu wurden die Larven während des Beutefangs mit Hilfe von flüssigem Stickstoff schockgefroren und rasterelektronenmikroskopisch untersucht.

Hälderung, Nahrungsspektrum und Präparation

Die Larven wurden im Juni 1994 in Rovinj (Kroatien) und in Oktober desselben Jahres auf Giglio (Italien) gesammelt. Gehalten wurden sie in einem flachen Karton, der mit feinem Sand von ihrem Fundort gefüllt war. Als Nahrung dienten vor allem Ameisen mittlerer Größe. Auch andere Beuteseinsekten wurden akzeptiert, beispielsweise konnten kleine Wurmlöwen unter Laborbedingungen erfolgreich mit Springschwänzen (Collembola), Doppelschwänzen (Diplura) der Gattung *Campodea*, mit Milben (Acarina) oder auch kleinen Fliegen (z.B. *Drosophila*) gefüttert werden. Ältere Larven fraßen auch Tenebrionidenlarven (Reismehlkäfer, *Tribolium confusum*). Fütterungsversuche mit adulten *Tribolium* waren dagegen erfolglos, da deren Integument offenbar zu hart ist.

Bestimmt wurden die Larven über geschlüpfte adulte Tiere nach LINDNER (1925) sowie aufgrund ihrer Verbreitung (MAJER 1988).

Die Fixierung der Larven beim Beutefang erfolgte durch Übergießen mit flüssigem Stickstoff. Diese Methode wurde gewählt, da die Larven sehr erschütterungsempfindlich sind und bei Störungen ihr Opfer sofort loslassen und sich in den Sand zurückziehen. Durch das Schockgefrieren blieb den Larven dazu keine Zeit mehr. Fixiert wurden die Larven etwa 30 Sekunden nach dem Umschlingen der Beute. Zu diesem Zeitpunkt konnte man davon ausgehen, daß sie ihre Mandibeln bereits in die Beute gestoßen hatten. Nachdem der Sand entfernt worden war, wurden die Präparate chemisch in AAF-Lösung (85 ml Ethanol, 15 ml 37 % ige Formol, 5 ml konz. Essigsäure) nachfixiert, über eine aufsteigende Acetonreihe entwässert und in einem Polaron E3000 CP-Gerät kritisch-Punkt-getrocknet. Nach Bedampfung mit Gold in einem Bio-Rad SC 510 "sputer coater" wurden sie in einem Philips XL20 Raster-EM betrachtet.

Insgesamt wurden 8 Larven präpariert, und zwar drei große, weitgehend ausgewachsene Larven und fünf kleine Larven des ersten oder zweiten Larvenstadiums. Von diesen hatten nach der Stickstoffbehandlung noch vier ihr Opfer mit den Mandibeln gepackt. Bei der weiteren Präparation brach bei zwei Tieren die Beute ab. Dies ermöglichte es, die Stellung der Mundwerkzeuge beim Fressen zu bestimmen. Bei der Untersuchung der ausgesaugten Beutetiere konnten bei einer Milbe Fraßspuren beobachtet werden (Abb. 2B).

Die Morphologie der Mundwerkzeuge (Abb. 1B)

Eine lichtmikroskopische Beschreibung der Mundwerkzeuge findet sich bei WHEELER (1930), TESKEY (1981) und SINCLAIR (1992). Deren Beschreibung ergänzen wir hier durch Details, die bei der Untersuchung mit dem REM sichtbar werden.

Dorsal am Vorderende des Körpers liegt zunächst das länglich-dreieckige Labrum. Es ist an seiner Basis noch vom häutigen Teil des Kopfes bedeckt, läuft nach vorne spitz aus und ist zunehmend ventral gekrümmt. An den Seiten trägt es je drei und an der Spitze dorsal zwei Sensillen, bei denen es sich vermutlich um Mechanorezeptoren handelt. Auf der Unterseite des Labrums verläuft eine Leiste, die offensichtlich die Basen der Mandibeln voneinander trennt. Im Querschnitt ist das Labrum t-förmig (Abb. 1B und C).

Die Mandibeln liegen direkt unter dem Labrum. Sie haben eine sehr breite, massive Basis und verlaufen zunächst nach vorne. In einem Winkel von etwa 60° sind sie dann nach ventral gekrümmt, laufen spitz aus und erinnern in ihrer Form an türkische Krummdolche. In der Ruheposition sind sie in eine schmale Rinne zwischen die lappenförmigen Maxillen eingelegt. An ihren runden, glatten Seiten finden sich Widerhaken ähnelnde Strukturen und an ihren unteren Rändern sind sie deutlich gesägt (Abb. 1B). Die Innenseiten der Mandibeln besitzen eine konkave Krümmung und formen in paralleler Lage eine Röhre. Die Larven können die Mandibeln nach vorne aus der Rinne ausklappen und nach seitlich ausspreizen (Abb. 1D).

Parallel zu den Mandibeln finden sich rechts und links die Maxillen. Sie verbreitern sich nach distal und tragen auf ihrer flächigen Oberseite je einen Mechanorezeptor. Die Maxillen tragen seitlich relativ große, walzenförmige Maxillarpalpen. Letztere stehen nach seitlich-vorne

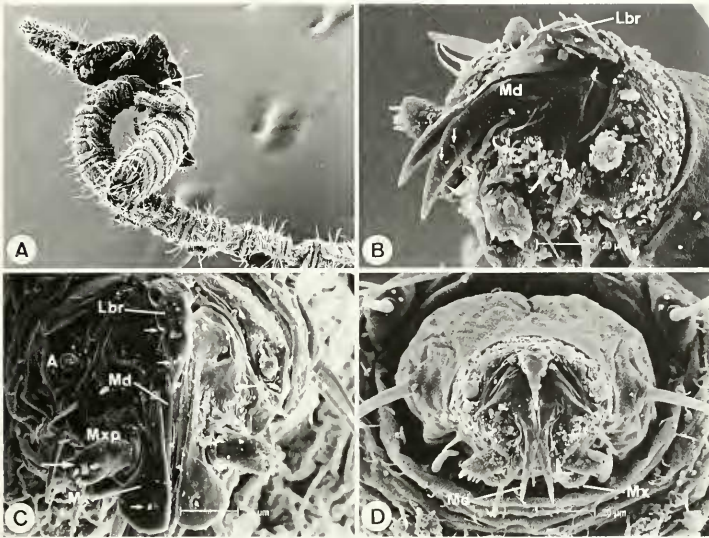


Abb. 1. A. Vermileonidenlarve mit gepacktem Springschwanz (Collembola); Beißposition an der Coxa des 2. Beinpaares. B. Detailaufnahme der ausgespreizten Md; der untere Rand ist deutlich gesägt (Pfeilspitzen) und die Außenseiten mit Widerhaken besetzt (Pfeile); die konkaven Innenseiten bilden in paralleler Lage der Md eine Saugröhre. C. Kopf und Mundwerkzeuge (MWZ) der Larve in Ruheposition; die für den Beutefang relevanten Teile, Maxille (Mx), Labrum (Lbr) und Maxillarpalpen (Mxp) sind mit Sensillen (Pfeile) besetzt; die Mandibeln (Md) sind zwischen die Mx eingeklappt; die Antennen (A) mit dem runden Sensillum liegen auf Höhe der Mandibelbasen. D. Position der MWZ beim Beutefang; die gepackte Ameise fiel hier während der Präparation ab; die nun gespreizten Md fixieren den Kopf in der Beute.

ab und sind auf ihren flachen Enden halbkreisförmig mit Sinneshaaren besetzt. Diese Rezeptoren spielen vermutlich eine wichtige Rolle bei der Sinneswahrnehmung während des Beutefangs. In der älteren Literatur sind die Antennen der Larven nicht erwähnt. Man findet sie auf Höhe der Mandibelbasen am Übergang zwischen dem häutigen und dem chitinisierten Kopfbereich. Sie sind kurz, eingliedrig und tragen an ihrer Spitze ein großes, halbkugeliges Sensillum, das sich durch eine glatte Oberfläche auszeichnet (Abb. 1C).

Position der Mundwerkzeuge beim Fang und Aussaugen der Beute

Liegt die Larve in Lauerposition im Trichter, so sind die Mandibeln in ihrer Ruheposition zwischen die Maxillen eingelegt. Bei Larven, denen das Beutetier während der Präparation verloren ging, beobachteten wir nun eine ganz andere Lage der Mandibeln und auch anderer Teile der Mundwerkzeuge. Die Mandibeln werden aus der Rinne zwischen den Maxillen nach vorne ausgeklappt und seitlich abgespreizt. Die Maxillen sind ebenfalls etwas zur Seite geneigt. Die Maxillarpalpen verändern sich in ihrer Position nicht oder nur wenig.

Bei gepackter Beute stecken die Mandibeln bis zu ihren Basen im Körper des Opfers. Die Spitze des Labrums berührt hierbei den Chitinpanzer. Aus den Abb. 1D und 2A, bei denen die Beute fehlt, läßt sich folgern, daß die Maxillen mit ihrer gesamten Oberfläche an den Körper des Opfers angelegt sind. Die Maxillarpalpen berühren ebenfalls mit ihren Spitzen die Körperwand, am intensivsten an den Innenseiten, an denen der Halbkreis der Sinneshaare offen ist (Abb. 2C).

Beobachtungen zum Beutefang

Hat eine Larve ihre Beute fest gepackt, führt sie mit dem Kopf suchende Bewegungen aus (WHEELER 1930). In den meisten von uns beobachteten Fällen umschlang die Larve ihr Opfer dabei in der Körpermitte, Ameisen bevorzugt zwischen Thorax und Abdomen. So können ihr weder die Mandibeln noch der Stachel der Ameise gefährlich werden. Nur bei einer ungünstigen Umklammerung konnte beobachtet werden, daß sich eine Ameise von selbst wieder befreite.

Die Beißpositionen für die Mandibeln sind damit meist Gelenkhäute der Coxen des 2. und 3. Beinpaars. Die Larve in Abb. 2D hat die Ameise an der Gelenkhaut zwischen Coxa und Trochanter des 2. Beinpaars gepackt. Die abgebrochenen Mandibeln in Abb. 2B stecken im weichhäutigen Bereich zwischen Körper und erstem Beinglied der Milbe. Auch eine *Campodea* wurde an der Coxa des zweiten Beinpaars gepackt.

Während des Freißvorgangs wird die Beute wiederholt mit dem Kopf abgetastet und die Mandibeln an verschiedenen Positionen hineingestoßen (HEMMINGSEN 1968). Die am häufigsten von uns beobachteten Stellen sind hierbei wieder die Coxen der Beinpaare, sowie Intersegmentalhäute seitlich am Abdomen und die Antennenbasen. An jeder dieser Stellen verharrt die Larve saugend bis zu 10 Minuten.

Neben ihrer Funktion beim Beuteerwerb dienen die Mandibeln der Larve auch dazu, die getötete Beute in günstige Positionen zu drehen. Dazu stößt sie die Mandibeln in den Körper und wendet die Beute durch Drehungen ihres eigenen Körpers in eine andere Lage.

WHEELER (1930) und HEMMINGSEN (1968) beobachteten, daß der Trichterbau beziehungsweise die Regeneration beschädigter Trichter in der Regel nachts stattfindet. Unsere Larven begannen mit wenigen Ausnahmen sofort, nachdem sie eine ausgesaugte Beute aus dem Trichter geschleudert hatten, mit der Regeneration, und zwar unabhängig von der Tageszeit.

Diskussion

Die Mundwerkzeuge des Wurmlöwen, insbesondere die Mandibeln, zeigen klare Anpassungen an eine räuberisch-saugende Lebensweise; eine ähnliche Grundkonstellation findet sich auch bei anderen räuberischen Dipterenlarven wie den Athericidae und Rhagionidae, sowie bei Parasiten, die ihre Wirte ebenfalls aussaugen. Eine Übersicht der Mundwerkzeuge und des vorderen, freien Kopfbereichs verschiedener orthorrhapher Dipteren ist z.B. bei BRAUNS (1954), PETERSON (1960) und SINCLAIR (1992) zusammengestellt. Die größten Übereinstimmungen findet man jedoch nicht zwischen den Wurmlöwen und den Athericidae und Rhagionidae, die früher ja in eine Verwandtschaftsgruppe gestellt wurden, sondern zwischen Wurmlöwen und Wollschweberlarven (Bombyliidae), also parasitischen Asiliformia, die sowohl im Bau und in der Anordnung der Mandibeln und Maxillen als auch in der Gestalt des freien Koptkapselrests und seiner Sensillenausstattung eine bemerkenswerte Ähnlichkeit aufweisen (siehe z.B. Abbildungen in YEATES & IRWIN 1992).

Die von uns mit Hilfe von vor und während des Beutefangs fixierten Tieren gemachten Beobachtungen weisen nun auf die folgenden Funktionen der Mundwerkzeuge beim Beutefang und Fressen hin:

Ist das Opfer gepackt, tastet der Kopf nach einer günstigen Stelle. Zur Sinneswahrnehmung dienen die Mechanorezeptoren auf dem Labrum, den Maxillen und den Maxillarpalpen. Die Mandibeln werden aus ihrer Ruheposition nach außen geklappt, in die Intersegmentalhaut

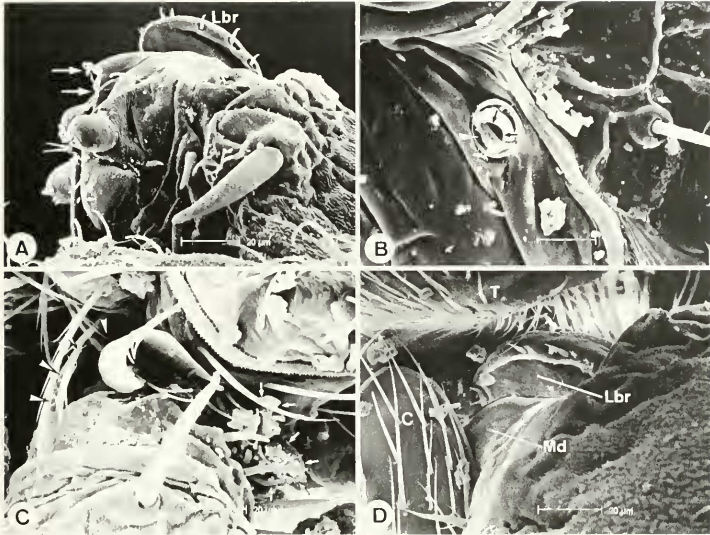


Abb. 2. A. Kopf in Fangposition (Seitenansicht); bei der Präparation brachen die Md (Pfeile) zusammen mit der Beute ab. B. Abgebrochene Mandibeln in der Beinbasis einer Milbe; die Innenseiten sind deutlich gekrümmt und bilden eine Röhre (Pfeil). C. Kopf der Larve an der Beute (Detailaufnahme von Abb. 1A); Mx und Mxp (Pfeile) liegen der Körperwand des Opfers direkt an und bilden ein Widerlager für die Md; die Spitze des Lbr berührt ebenfalls die Körperwand (Pfeilspitzen). D. Die Md sind zwischen Coxa (C) und Trochanter (T) des 2. Beinpaars einer Ameise in die Gelenkhaut gestoßen; das Lbr drückt oberhalb der Md gegen die Beute.

gestoßen und dann offenbar seitlich zur Verankerung ausgespreizt. Die Widerhaken an den Seiten der Mandibeln verhindern ebenfalls ein Herausrutschen. Ob die Mandibeln nur hineingestoßen werden oder sich mit Hilfe der Zähnelung an der Unterseite "hineinsägen" kann mit dieser Methode nicht geklärt werden. Nach WHEELER (1930) wird nun ein Sekret der Speicheldrüsen ausgestoßen, das der Lähmung und Verdauung des Opfers dient.

Die flach an der Körperwand anliegenden, großflächigen Maxillen sind Widerlager für die im Körper des Opfers steckenden Mandibeln. Über die beiden Mechanorezeptoren auf ihrer Oberfläche erhält die Larve wohl Informationen über Lage und Anpreßdruck. Daneben dienen das Labrum und die Maxillarpalpen der Sinneswahrnehmung (Abb. 2C). Mit Hilfe der Rezeptoren an der Spitze des Labrums kann die Larve vermutlich feststellen, wie tief sich die Mandibeln im Opfer befinden. Die Maxillarpalpen mit ihren terminalen Mechanorezeptoren können die Lage des ganzen Kopfes und der Mundwerkzeuge zur Beute bestimmen. Ist das Opfer getötet, werden die Mandibeln vermutlich wieder in parallele Lage zueinander gebracht. Sie dienen jetzt aufgrund ihrer gekrümmten Innenseiten als Saugröhre, mittels derer die vorverdauete Beute ausgesaugt wird.

Die Larve ist, wie oben bereits erwähnt, in der Lage, die Beute mit Hilfe der Mundwerkzeuge in eine andere Position zu drehen. Hierbei bilden die Mandibeln im Zusammenspiel mit den Maxillen einen Greifer. Die Mandibeln werden durch die Maxillen als Widerlager fixiert und die Beute durch Bewegungen des gesamten Körpers in eine neue Lage gebracht.

Abschließend sei auf eine Fehlinterpretation der Zeichnungen von WHEELER (1930) bei TESKEY (1981) hingewiesen. TESKEY bezeichnet die von WHEELER richtig bezeichneten Maxillarpalpen als Antennen. Die Antennen inserieren aber an der Grenze zwischen häutigem und chitinisiertem Bereich des Kopfes und fehlen in den Zeichnungen WHEELERS. Die von TESKEY als Palpen bezeichneten Strukturen sind in den rasterelktronenmikroskopischen Aufnahmen dagegen eindeutig als Sensillen an der Maxillenspitze zu identifizieren.

Zusammenfassung

Die in lockerem Sand lebenden Wurmlöwen bauen ähnlich den Ameisenlöwen Trichter, die ihnen zum Fang von Bodenarthropoden dienen. Ihre Mundwerkzeuge sind zu diesem Zweck in besonderer Weise ausgeprägt (WHEELER 1930; HEMMINGSEN 1968; SINCLAIR 1992). Ziel der hier vorliegenden Untersuchung war es, die Larven im Moment des Beutefangs zu fixieren und die Funktion der Mundwerkzeuge zu bestimmen.

Fällt ein Beutetier in einen Trichter, so wird es mit dem Vorderkörper umschlungen; hierbei werden die säbelartig gekrümmten und an der Unterseite gesägten Mandibeln an weichhäutigen Stellen in den Körper des Beutetiers gestöfen. Die innen konkav gekrümmten Mandibeln formen hierbei eine Röhre, die zum Einspritzen von Sekreten und zum Aussaugen der Beute dient. Die lappenförmigen Maxillen dienen als Widerlager an der Außenseite der Beute. Die mit Sinneshaaren besetzten Maxillarpalpen und das Labrum liefern der Larve Informationen über die Lage der Mundwerkzeuge in Relation zur Beute.

Diese Gegebenheiten sind als Anpassungen an die räuberisch-saugende Lebensweise der Wurmlöwen aufzufassen. Zusätzlich werden einige Verhaltensbeobachtungen beschrieben, die die Ergebnisse von WHEELER (1930) und HEMMINGSEN (1968) ergänzen.

Literatur

- BRAUNS, A. 1954: Terricole Dipterenlarven. - Musterschmid Wissenschaftlicher Verlag, Göttingen.
- HEMMINGSEN, A. M. 1963: The ant-lion like sand-trap of the larva of *Lampromyia canariensis* M. - Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. **125**, 237-267.
- - 1968: A review of insinct behaviour in the worm-lions *Vermileo vermileo* L. and *Lampromyia pallida* M. - Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. **131**, 289-302.
- - 1977: Ormelövestudier. - Ent. Meddr. **45**, 167-188.
- LINDNER, E. 1925: Rhagionidae, in Lindner E. (ed): Die Fliegen der palaearktischen Region. - Band IV.1, E. Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung, Stuttgart.
- PETERSON, A. 1960: Larvae of Insects, Part 2. - Columbus, Ohio
- SINCLAIR, B. J. 1992: A phylogenetic interpretation of the Brachycera (Diptera) based on larval mandible and associated mouthpart structures. - Syst. Ent. **17**, 233-252.
- MAJER, J. 1988: Vermileonidae. - in: Soos, A. (ed): Catalogue of Palaearctic Diptera, Vol. 5, Akademia Kiado, Budapest.
- STUCKENBERG, B. 1960: Diptera (Brachycera) Rhagionidae. - S. Afr. anim. Life **7**, 216-308.
- - 1973: The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera). - Ann. Natal Mus. **21**, 649-673.
- TESKEY, H. J. 1981: Vermileonidae. - in: Mc Alpine, J.F., (ed.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1. Research branch agriculture Canada, Monograph no. 27. Canada communication group, Ottawa.
- WHEELER, W. M. 1930: Demons of the Dust. - Kegan Paul, Trench, Trubner & Co., London.
- YEATES, D. K. & IRWIN, M. E. 1992: Three new species of *Herotropus* Loew (Diptera: Bombyliidae) from South Africa with descriptions of the immature stages and a discussion of the phylogenetic placement of the genus. - Amer. Mus. Novitates **3036**, 1-25.